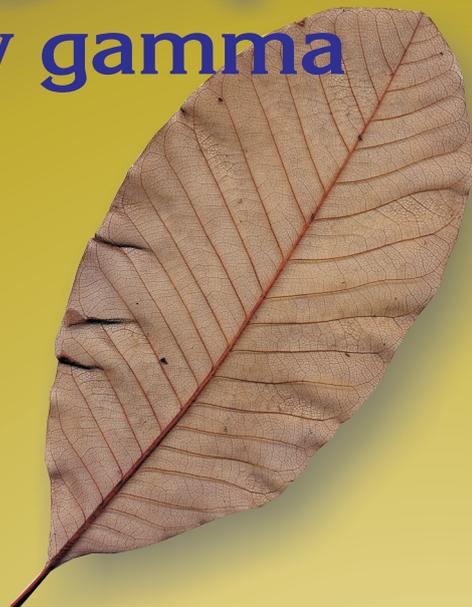


Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha$   $\beta$   $\gamma$   
alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)



**S.E.A.**



**CONABIO**



**CONACYT**

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**m3m**  
vol. 4  
Monografías  
3er Milenio

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades  
alfa, beta y gamma**



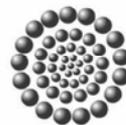
**S.E.A.**



**CONABIO**



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science



**CONACYT**  
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:  
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio  
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

• **COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO**

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)





**S.E.A.**

*Sociedad Entomológica Aragonesa*

D. Antonio Melic Blas  
Presidente

D. César González Peña  
Vicepresidente

D<sup>a</sup> Inés Montañés Alcaine  
Secretaria

Comité Editorial:  
Director Publicaciones: A. Melic  
Comité científico-editorial compuesto por  
22 entomólogos



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**Grupo DIVERSITAS**

Dr. Gonzalo Halffter  
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno  
Secretaria Técnica



**CONABIO**

**Comisión Nacional para el  
Conocimiento  
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo  
*Secretario Técnico*

Dr. José Sarukhán Kermez  
*Coordinador Nacional*

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa  
*Secretaría Ejecutiva*

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas  
*Dirección de Evaluación de Proyectos*



**CONACYT**

*Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*

Dr. Gustavo Chapela Castañares  
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña  
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade  
Subdir. de Organismos Multilaterales  
y Estrategia de Cooperación



CAPÍTULO 11:

**Variación latitudinal y longitudinal de la riqueza de especies y la diversidad beta de la herpetofauna mexicana**

**Oscar Flores Villela**

Museo de Zoología  
"Alfonso L. Herrera"  
Facultad de Ciencias - UNAM  
Apartado Postal, 70-399  
México, D.F. 04510, México  
ofv@hp.ciencias.unam.mx

**Leticia Ochoa Ochoa**

Museo de Zoología  
"Alfonso L. Herrera"  
Facultad de Ciencias - UNAM  
Apartado Postal, 70-399  
México, D.F. 04510, México  
ochoal@ciencias.unam.mx

**Claudia E. Moreno**

Centro de Investigaciones Biológicas  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo  
A. P. 69-1  
Ciudad Universitaria  
Km 4.5 Carret. Pachuca - Tulancingo  
Pachuca, Hgo. 42184, México  
Tel y Fax (771) 717 21 12  
cmoreno@uaeh.edu.mx

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades  
Alfa, Beta y Gamma.**

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,  
Patricia Koleff & Antonio Melic

Patrocinadores:

COMISION NACIONAL PARA EL  
CONOCIMIENTO Y USO DE LA  
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA  
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y  
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

**m3m: Monografías Tercer Milenio**  
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España  
30 Noviembre 2005  
pp: 143 - 152.

**VARIACIÓN LATITUDINAL Y LONGITUDINAL  
DE LA RIQUEZA DE ESPECIES Y LA DIVERSIDAD  
BETA DE LA HERPETOFAUNA MEXICANA**

Oscar Flores Villela, Leticia Ochoa Ochoa  
& Claudia E. Moreno

**Resumen:** Se presenta un análisis de seis transectos, tres en un eje norte-sur (Península de Baja California, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental), y tres en un eje oeste-este (Eje Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Península de Yucatán) en México. En éstos se estudió la diversidad beta como el recambio de especies de anfibios y reptiles entre unidades de muestreo adyacentes. Se observó en la comparación de la beta promedio entre estos transectos que la Sierra Madre Occidental y Península de Yucatán presentaron los valores más altos, mientras que la riqueza de especies es mayor en el Eje Volcánico Transversal y Sierra Madre del Sur. No se observaron relaciones significativas entre el número de cuadrados por transecto y el número de especies en cada uno de ellos ( $r^2=0.18$ ,  $P=0.72$ ), ni tampoco entre el número de cuadros y el número de registros en cada cuadro ( $r^2=0.44$ ,  $P=0.37$ ). Se constató una relación significativa entre el número de registros y la riqueza de especies en cada cuadro de cada transecto ( $r^2=0.90$ ,  $P=0.01$ ). Se observó una relación significativa entre la disminución de la latitud y el aumento en la riqueza de especies para los transectos de la Península de Baja California y la Sierra Madre Oriental y entre el aumento en la riqueza de especies y la disminución de la longitud para el transecto del Eje Volcánico Transversal. No se observó relación significativa entre el aumento de la diversidad beta y la latitud, pero sí se manifestó una relación significativa entre el aumento de la diversidad beta y la longitud (de oeste a este) en los transectos del Eje Volcánico Transversal y la Península de Yucatán.

Se concluye que la diversidad beta para los anfibios y reptiles en México no coincide con las regiones más ricas y con mayor endemismo, aunque estos resultados pueden estar influenciados por la intensidad de recolecta en las diferentes regiones del país.

**Palabras clave:** Amphibia, Reptilia, herpetofauna, diversidad beta, gradiente latitudinal, gradiente longitudinal, México.

**Latitudinal and longitudinal variation of richness and beta diversity for the Mexican herpetofauna**

**Abstract:** An analysis of six transects set up in Mexico is presented. Three of them run along a north-south axis (Baja California, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental), the other three along a west-east one (Transvolcanic Axis, Sierra Madre del Sur, Yucatan). A study was made of beta diversity along these transects in the sense of species turnover in adjacent samples for amphibians and reptiles. In the comparison of mean values of beta, Sierra Madre Occidental and Yucatan presented the highest values, while species richness was higher on the Transvolcanic Axis and Sierra Madre del Sur. We did not observe any significant correlation between the number of squares per transect and the number of species in each of them ( $r^2=0.18$ ,  $P=0.72$ ), nor did we find a significant correlation between the number of squares per transect and the number of records per square ( $r^2=0.44$ ,  $P=0.37$ ). A significant relation was observed between the number of records and richness in each square for all transects ( $r^2=0.90$ ,  $P=0.01$ ). Also, a significant correlation was observed between decrement in latitude and increment of species richness for the transects of Baja California and Sierra Madre Oriental, and there was a significant relation between the decrement in longitude and species richness for the Transvolcanic Axis. There was no significant correlation between beta diversity and latitude, but there was a correlation between the increment of beta diversity and longitude for the Transvolcanic Axis and Yucatan.

We conclude that beta diversity of amphibians and reptiles in Mexico does not coincide with the regions of maximum species richness and endemism, although these results may be influenced by the unevenness of the collecting effort in different parts of the country.

**Key words:** Amphibia, Reptilia, herpetofauna, beta diversity, latitudinal gradient, longitudinal gradient, Mexico.

## 1. Introducción

Desde hace muchos años México ha sido reconocido como uno de los países más ricos biológicamente del planeta (ver compilaciones en Ramamoorthy *et al.*, 1993; y Halffter, 1992, 1998). Los anfibios y los reptiles no son la excepción a este patrón (Smith & Smith, 1976; Flores Villela, 1993a y b), pero sobre todo, estos últimos grupos son los que posiblemente presentan los patrones de endemidad más conspicuos entre los vertebrados del país (Flores Villela, 1993a). Esta riqueza es, sin duda alguna, el producto de una amalgama entre una accidentada topografía y las variaciones climáticas, dando como resultado un mosaico muy diverso de condiciones ambientales y microambientales que, combinadas con una historia geológica compleja, más en particular en la mitad sur del país, se le reconoce como una zona biogeográficamente compuesta (Craw, 1988; Flores-Villela, 1991). Esto resulta en la composición de biotas con diferentes historias biogeográficas y por ende una gran diversidad en el país (Flores Villela & Gerez, 1994).

Recientemente se ha reconocido que para los mamíferos la gran diversidad biológica de México es resultado de una alta diversidad beta, más que de una elevada riqueza de especies en las localidades (Rodríguez *et al.*, 2003). La diversidad beta se refiere al cambio en la composición de especies entre localidades (Whittaker, 1960, 1972), y es una característica derivada del área de distribución de las especies: un número alto de especies con distribución restringida generan una alta diversidad beta. Sin embargo, aún no es claro si la fuerte influencia del recambio de especies en la diversidad total del país representa un patrón que pudiera generalizarse a otros grupos de vertebrados, o de otros organismos en general.

En este capítulo estudiamos la riqueza y cambio en la composición de especies de la herpetofauna mexicana utilizando transectos distribuidos estratégicamente en el territorio, con la finalidad de explorar cómo varía la diversidad beta en diferentes latitudes y longitudes. Con base en los resultados observados para los mamíferos de México (Rodríguez *et al.*, 2003), predecimos que la riqueza de especies de anfibios y reptiles sí tendrá una relación lineal e inversa con la latitud, mientras que la diversidad beta no tendrá una relación lineal con la latitud, sino que el mayor recambio se encontrará en latitudes intermedias.

## 2. Material y métodos

Para este estudio se utilizó una base de datos de 182,206 registros de anfibios y reptiles del Sistema de Información Biológica de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), así como los catálogos electrónicos de cinco colecciones científicas que son: IHN, MZFC, CNAR, USNM, UMMZ (ver acrónimos en Flores-Villela & Hernández, 1992 y Leviton *et al.*, 1985). La base de datos fue depurada eliminando sinonimias, actualizando nombres científicos y eliminando localidades dudosas y/o inconsistentes, quedando la base de datos con 92,271 localidades únicas por especie. La nomenclatura de las especies

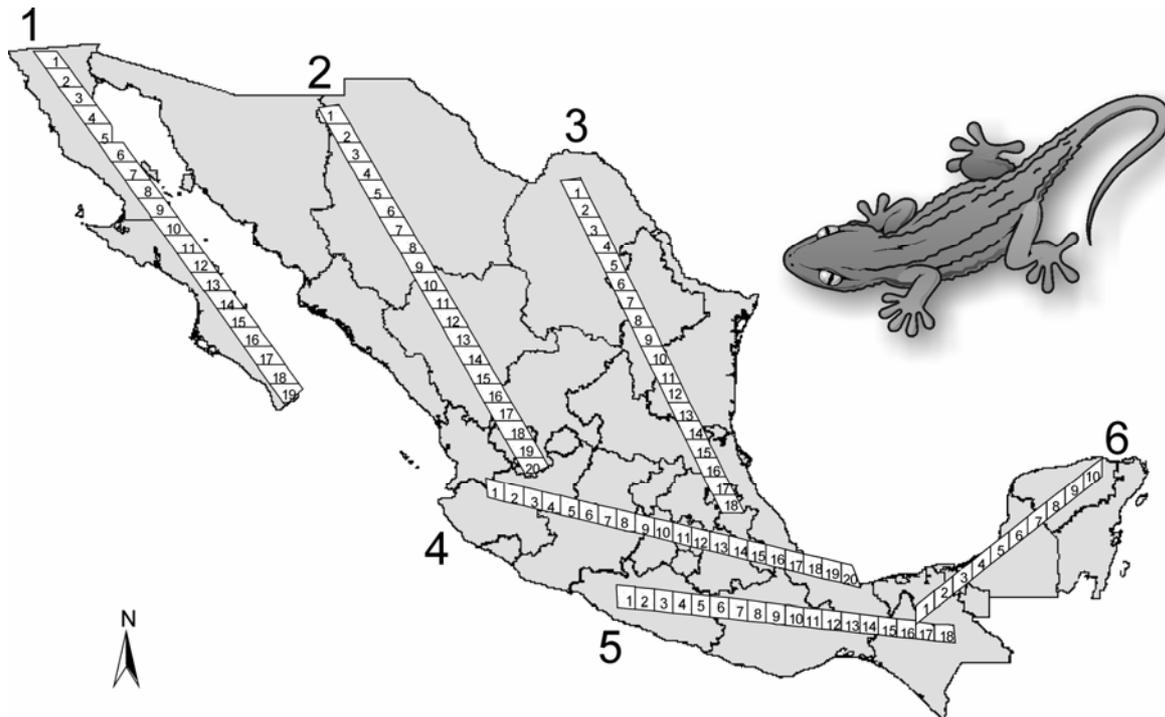
de anfibios y reptiles sigue los trabajos de Flores Villela (1993a) y Flores Villela & Canseco Márquez (2004). Las localidades fueron georeferidas electrónicamente usando Arc View<sup>®</sup> 3.2 (ESRI, 1999). Se utilizó la cartografía del Instituto Nacional de Geografía e Informática (INEGI, 2000). El trabajo se realizó en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Percepción Remota del Instituto de Geografía de la UNAM.

Se trazaron seis transectos que atraviesan las principales cadenas montañosas y las dos penínsulas del país (Fig. 1). Los transectos tienen un ancho equivalente a medio grado, y están divididos en cuadros del equivalente a medio grado por lado, éstos los utilizamos como unidades de muestreo. A la latitud de México, los cuadros de medio grado tienen aproximadamente 55 Km por lado. Estos transectos se ubican en: Península de Baja California (transecto 1), Sierra Madre Occidental (2), Sierra Madre Oriental (3), Eje Volcánico Transversal (4), Sierra Madre del Sur (5) y Península de Yucatán (6). La ubicación específica de los transectos se basa en que existe una gran diversidad de anfibios y reptiles en las diferentes cadenas montañosas (Flores Villela, datos no publicados, Ezcurra *et al.* 2001) y, por otro lado, la fauna de anfibios y reptiles en ambas penínsulas es de las mejores conocidas para el país (Lee, 1996; Grismer, 2002; Flores-Villela & Goyenechea, 2003). Analizamos las relaciones entre la latitud y longitud con el número de especies de los transectos y la variación de beta mediante correlaciones de Pearson ( $n=6$ ).

Dada la ubicación de los transectos en el territorio (Fig. 1), utilizamos los datos de los transectos 1, 2 y 3 para evaluar las relaciones de la riqueza y la diversidad beta con la latitud, mientras que los datos de los transectos 4, 5 y 6 se utilizaron para evaluar las relaciones de la riqueza y la diversidad beta con la longitud.

La diversidad beta puede ser medida como el recambio de especies entre unidades de muestreo adyacentes, en el sentido de Lennon *et al.* (2001, originalmente Whittaker, 1960 y 1972, también le dio esta connotación). Lennon *et al.* (2001) proponen utilizar el índice  $\beta_{sim}$  el cual no es sensible a la riqueza específica en cada unidad a comparar y se basa en la medida de asimetría de Simpson (1943), que considera el valor de la biota más pequeña al comparar un conjunto de dos biotas (ver discusión en Lennon *et al.*, 2001 y Koleff *et al.*, 2003a y b). La fórmula del índice es  $\beta_{sim} = 1 - a/\min(b, c) + a$ , Lennon *et al.* (2001), este índice puede re-expresarse de la siguiente forma:  $\beta_{sim} = \min(b, c) / [\min(b, c) + a]$  (Koleff *et al.*, 2003a), en donde "b" es el número de especies en la primera unidad de muestreo que no se comparten, "c" es el número de especies en la segunda unidad de muestreo que no se comparten y "a" es el número de especies compartidas entre la primera y segunda unidades de muestreo.

De esta forma se analiza la diversidad beta en cada transecto y luego se compara el valor promedio de este recambio entre los diferentes transectos, para ver en cual región se encuentra un mayor recambio de especies y cuales son los posibles factores asociados a éste. Los datos crudos de este análisis se muestran en los apéndices 1 y 2.



**Fig. 1.** Ubicación de los transectos de este estudio en la República Mexicana. Transecto 1. Península de Baja California; transecto 2. Sierra Madre Occidental; transecto 3. Sierra Madre Oriental; transecto 4. Eje Volcánico Transversal; transecto 5. Sierra Madre del Sur; transecto 6. Península de Yucatán. Ver tabla I, para más información

**Tabla I.** Número de unidades de muestreo (cuadros), número de registros y número de especies por transecto. El total del número de especies “\*” se refiere al número total de especies en todos los transectos, no a la suma de las especies en cada transecto individualmente.

Transecto	Número de		
	cuadros	registros	especies
1. Península de Baja California	19	1497	80
2. Sierra Madre Occidental	20	536	80
3. Sierra Madre Oriental	18	2700	181
4. Eje Volcánico Transversal	20	7866	303
5. Sierra Madre del Sur	18	4964	315
6. Península de Yucatán	10	339	128
<b>Total</b>	<b>105</b>	<b>17902</b>	<b>665*</b>

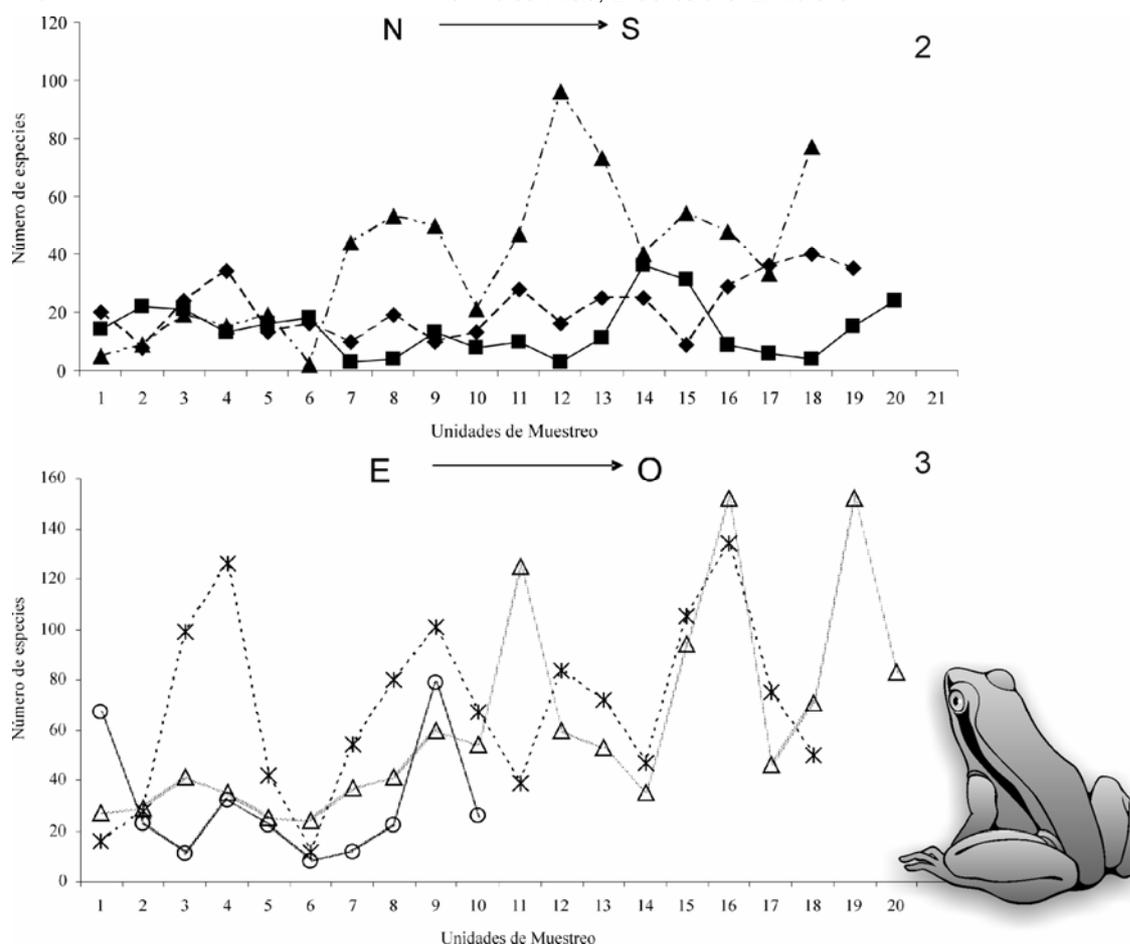
### 3. Resultados y discusión

#### 3.1 Variaciones en la riqueza de especies

En la tabla I se anota el número de cuadros por transecto, así como el número de registros de la base de datos y la riqueza total por transecto. Las especies que se registran para los 105 cuadros representan el 57% de la herpetofauna del país. Si bien la diversidad total por transecto es desigual entre éstos, se nota que todos los que tienen mayor variación altitudinal, con la excepción de los transectos 1 y 2 (Península de Baja California y Sierra Madre Occidental) son los que mayor riqueza de especies poseen. Las dos penínsulas tienen pocas especies, sin embargo para la Península de Yucatán se han registrado un número relativamente mayor de especies. Los transectos más ricos son el 5 (Sierra Madre del Sur) y el 4 (Eje Volcánico Transversal). No hay una relación significativa entre el número de cuadrados por transecto y el número de especies en cada uno de ellos ( $r^2=0.18$ ,  $P=0.72$ ), ni tampoco entre el número de cuadros y el número de registros ( $r^2=0.44$ ,  $P=0.37$ ). Por lo tanto,

aunque los transectos tienen distintas longitudes, asumimos que esta variable no influye en los datos de número de especies. Si encontramos una relación positiva significativa entre el número de registros y la riqueza de especies ( $r^2=0.90$ ,  $P=0.01$ ) (ver tabla I). La riqueza de cada unidad de muestreo posiblemente esté reflejando la intensidad de la recolecta, la cual al parecer ha sido muy selectiva, o pudiera estar relacionada con la heterogeneidad espacial de cada transecto. Sin embargo, se tienen que hacer más análisis para comprobar o rechazar ambas hipótesis.

En las figuras 2 y 3 se puede observar cómo varía el número de especies en cada cuadrado por transecto. Detectamos que con la herpetofauna mexicana se presenta un patrón latitudinal de riqueza de especies. En la figura 2, se observa que existe una tendencia a incrementar el número de especies al disminuir la latitud, esto es evidente para los tres transectos 1 y 3 (Baja California y Sierra Madre Oriental). Las dos relaciones



**Fig. 2.** Riqueza de especies en cada una de las unidades de muestreo. Transecto 1: (—) Península de Baja California; transecto 2: (-■-) Sierra Madre Occidental; transecto 3: (-▲-) Sierra Madre Oriental. Ver Apéndice 1, para más información.

**Fig. 3.** Riqueza de especies en cada una de las unidades de muestreo. Transecto 4: (-Δ-) Eje Volcánico Transversal; transecto 5: (-x-) Sierra Madre del Sur; transecto 6: (-○-) Península de Yucatán. Ver tabla I, para más información.

son significativas ( $P < 0.05$ ). Este patrón ha sido registrado también para los mamíferos mexicanos (ver revisión en Rodríguez *et al.*, 2003).

Puntualmente, para Baja California es importante señalar la elevada riqueza de los cuadros 17 a 19, que son los que se ubican en la llamada región de los cabos. En éstos se encuentra la Sierra de la Laguna, que además de ser un área protegida es reconocida por sus endemismos. Para la Sierra Madre Oriental (transecto 3) cabe destacar la alta riqueza de especies del cuadro 12 (Jaumave, Tamaulipas, en éste están las regiones terrestres prioritarias de El Cielo y el Valle de Jaumave), esta región ha sido relativamente bien explorada en el pasado (Martin, 1958) y también del cuadro 18 Sierra Norte de Puebla, la cual ha sido muy explorada, pero sólo recientemente se tiene una síntesis de su conocimiento (ver Canseco-Márquez *et al.*, 2004). La baja riqueza de los cuadros 1 (Maderas del Carmen, Coahuila) y 6 (La Popa, en el límite entre Nuevo León y Coahuila), posiblemente se deba a la falta de trabajos en esas dos localidades. Mientras que para la Sierra Madre Occidental (transecto 2) destaca la alta riqueza de los cuadros 14 y 15, éstos están ubicados cerca de la capital del estado de Durango y el único trabajo detallado de la zona que se conoce es el de Webb (1984).

Encontramos una relación significativa (tabla II) entre la longitud y la riqueza de especies en cada cuadro para el transecto 4 (Eje Volcánico Transversal), pero esta relación no fue significativa (tabla II) para los transectos 5 y 6 (Sierra Madre del Sur y Yucatán, Fig. 3). Para este último transecto, destaca la alta riqueza de especies del cuadro 1 (carretera Villahermosa –Tuxtla Gutiérrez), que es una zona montañosa (la única en este transecto). El cuadro 9 también presenta alta riqueza y coincide con la carretera Mérida-Valladolid, una de las

**Tabla II.** Valores de “ $r^2$ ” y “ $p$ ”, resultado de la regresión del número de especies en cada cuadro por transecto siguiendo una dirección norte – sur (transectos 1-3) y oeste – este (transectos 4-6). Los valores significativos están marcados con “\*”.

Transecto	$r^2$	$p$
1. Península de Baja California	0.50	0.02*
2. Sierra Madre Occidental	0.001	0.99
3. Sierra Madre Oriental	0.69	0.001*
4. Eje Volcánico Transversal	0.65	0.001*
5. Sierra Madre del Sur	0.30	0.21
6. Península de Yucatán	0.003	0.99

principales en el estado. Para el transecto 5 (Sierra Madre del Sur), presentan elevada riqueza los cuadros 4 (área de Chilpancingo), 9 (alrededores de Oaxaca) y 16 (alrededores de Tuxtla Gutiérrez). Para el primero existe una extensa literatura y se conoce esta área desde el siglo XIX como de importancia biológica (ver Flores Villela & Muñoz Alonso, 1993). En los otros dos cuadros, seguramente la cercanía a ambas ciudades ha favorecido la recolecta científica. Cabe notar que en el cuadro 16 se localiza en las cercanías de la Selva del Ocote y el Cañón del Sumidero, por lo menos la primera bien conocida herpetofaunísticamente (Martínez Castellanos & Muñoz Alonso, 1998). Para el transecto 4 (Eje Neovolcánico) los cuadros 11 (D.F. y una porción del Estado de México), 16 (Fortín de las Flores y carretera a Veracruz) y 19 (Los Tuxtlas) son los que poseen mayor riqueza de especies. Tanto Los Tuxtlas como el Distrito Federal son dos localidades con mucha intensidad de recolecta (ver recopilaciones en Vogt *et al.*, 1997; Ramírez Bautista y Nieto Montes de Oca, 1997, para Los Tuxtlas; Uribe Peña *et al.*, 1999, para las Serranías del D.F.).

Aunque el número de cuadrados por transecto no es uniforme y la orientación de cada transecto también puede ser una variable que influya sobre los resultados, con la base de datos utilizada para este estudio se cumplen, de forma general, las observaciones hechas con los datos publicados por Flores Villela & Goyenechea (2003) en el sentido que las regiones con mayor número de especies conocidas son el Eje Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur, aunque los transectos no se ajusten exactamente a las regiones estudiadas por los autores mencionados. Sin embargo, como ya se mencionó, se decidió escoger las zonas montañosas sabiendo que poseen la mayor riqueza de especies de anfibios y reptiles tanto endémicas como no endémicas, con la excepción de la costa del Océano Pacífico que es excepcionalmente diversa (Flores Villela, 1993a y b; Flores Villela & Goyenechea, 2003).

Aunque en otro estudio (Ochoa Ochoa & Flores Villela, en preparación) se ha observado que el mayor número de registros coincide con los cuadrados con mayor número de especies y los primeros a su vez coinciden con los estados más ricos, en este estudio hecho por transectos, no se observa tal concordancia.

A pesar que se demostró que existe correlación a aumentar el número de especies de norte a sur y de oeste a este, no deja de ser importante señalar que la recolecta de anfibios y reptiles en México no ha sido homogénea. No obstante, nuestros datos puestos a prueba para detectar sesgo por submuestreo como resultado de una posible agregación espacial de los datos, con el estimador "Cole" (Coldwell & Coddington, 1994), indican que aunque existe cierta agregación espacial, ésta no ejerce mucha influencia en el muestreo y por lo tanto se puede considerar que la recolecta es en lo general adecuada (Ochoa Ochoa & Flores Villela, en preparación), aunque estos estimadores no son buenos aplicados a la diversidad gamma.

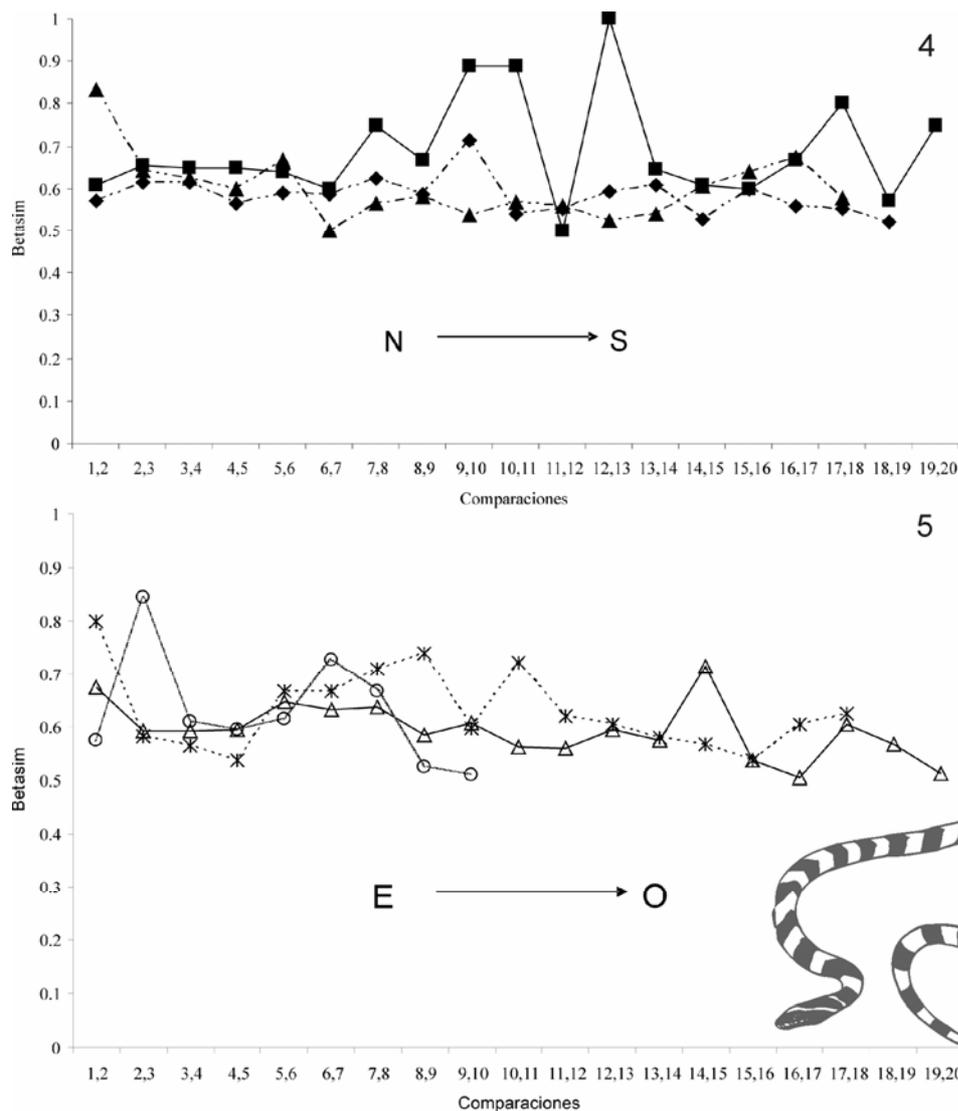
**Tabla III. Valores de " $r^2$ " y " $p$ ", resultado de la regresión del valor de beta de cada par de comparaciones por transecto siguiendo una dirección norte – sur (transectos 1-3) y oeste – este (transectos 4-6). Los valores significativos están marcados con "\*".**

Transecto	$r^2$	$p$
1. Península de Baja California	-0.36	0.13
2. Sierra Madre Occidental	0.12	0.62
3. Sierra Madre Oriental	-0.34	0.17
4. Eje Volcánico Transversal	-0.48	0.03*
5. Sierra Madre del Sur	-0.32	0.19
6. Península de Yucatán	-0.42	0.25*

### 3.2 Variaciones en la diversidad beta

En las figuras 4 y 5 se grafica el valor de beta entre pares de cuadros, comparando los transectos 1 a 3 y los transectos 4 a 6. Al observar la figura 4, se puede ver que el valor de beta decrece ligeramente de norte a sur en el transecto 3, pero se incrementa ligeramente en el transecto 2. La tendencia de beta a decrecer también se observa para los transectos 4 a 6 en dirección oeste este. En términos generales, no se pueden observar tendencias constantes en ninguno de los transectos, ya que existe mucha variación para los valores de beta en cuadros adyacentes de norte a sur y de oeste a este. Las mencionadas son las tendencias más evidentes. En la tabla III se observa que la correlación entre los valores de beta y la latitud y longitud sólo es significativa para los transectos oeste este del Eje Volcánico Transversal y de la Península de Yucatán. En los demás casos las correlaciones no son significativas. Para los mamíferos tampoco se han detectado relaciones significativas entre la diversidad beta y la latitud, cuando se considera toda la variación latitudinal de la República (Rodríguez *et al.*, 2003). Sin embargo, analizando patrones de la riqueza de especies de comunidades de briozoarios en el Atlántico Norte, para los cuales la diversidad regional no está relacionada con la latitud, Blackburn & Gaston (1996) encontraron una tendencia en la diversidad beta de ser mayor a latitudes bajas. Por su parte, Clarke & Lidgard (2000) evaluaron el posible patrón latitudinal en la diversidad beta de aves en el continente americano y encontraron que dependiendo de la medida utilizada, la diversidad beta puede disminuir con la latitud de forma parecida al patrón latitudinal de riqueza de especies, o bien la diversidad beta no varía significativamente con la latitud. Por lo tanto, aún no es claro si existen o no patrones regionales en el recambio de especies.

Para la Sierra Madre Occidental, que presenta los valores más elevados de beta, destacan los de los pares de cuadros del 7 a 13. Aunque ésta es una zona montañosa interesante, estos cuadros tienen valores muy bajos de especies presentes (no más de 15 en todos los casos). Los valores de beta en los pares de comparaciones están cercanos a 1 excepto para el par 11-12 (fig. 4). En los otros transectos, con excepción del 6 (Península de Yucatán, se discute más adelante), no se observa que exista tan poco esfuerzo de recolecta para las unidades componentes de los transectos.



**Tabla IV. Valores promedio de beta en cada uno de los transectos. Ver texto para explicación.**

Transecto	Beta Promedio
1. Península de Baja California	0.58
2. Sierra Madre Occidental	0.69
3. Sierra Madre Oriental	0.60
4. Eje Volcánico Transversal	0.59
5. Sierra Madre del Sur	0.63
6. Península de Yucatán	0.64

El valor promedio de beta para cada transecto se muestra en la tabla IV (sólo para cuantificar el recambio promedio que existiría en la zona, no como una medida de beta como tal). Resalta que este valor es más o menos parecido para cada transecto, sin embargo en todos los casos se puede considerar que es un valor alto. Remarcando, el valor más elevado es para el transecto 2 (Sierra Madre Occidental), siguiéndole el transecto 6

(Península de Yucatán), transecto 5 (Sierra Madre del Sur), transecto 3 (Sierra Madre Oriental), transecto 5 (Eje Volcánico) y finalmente el transecto 1 (Península de Baja California).

Es sorprendente que se encuentren valores de beta más elevados en promedio en el transecto de la Sierra Madre Occidental, siendo ésta una de las regiones montañosas menos diversas de México. A pesar que estudios anteriores muestran que la agregación espacial de los datos tiene poca influencia en análisis realizados a nivel de país, en el presente estudio podrían estar influenciando de manera significativa la beta, debido a que ésta precisamente nos refleja las composiciones de las unidades de muestreo, si consideramos que este resultado puede estar muy influenciado por falta de recolección en esta región montañosa. En un estudio de la herpetofauna de los bosques de pino-encino de la región (McCranie & Wilson, 1987), registran solamente

8 especies endémicas de estos bosques y mencionan que el 90% de las especies de anfibios y reptiles de la zona se encuentran compartidas con otras entidades adyacentes. En un estudio realizado por Flores Vilella & Goyenechea (2003), donde comparan la riqueza de especies de cada región fisiográfica contra un modelo de homogeneidad de distribución de las especies, es decir que todas las especies estuvieran uniformemente distribuidas, y una segunda prueba en donde analizan la riqueza en proporción al área de cada región fisiográfica, encuentran: 1) que la Sierra Madre Occidental no posee un número importante de especies, pues en ambos casos la prueba de  $X^2$  no muestra residuales muy elevados para esta zona, 2) que el Eje Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur, poseen, para ambas pruebas residuales positivos muy elevados, por lo que los autores concluyen que estas dos regiones poseen una riqueza mayor a la esperada y 3) que en la Sierra Madre Oriental la riqueza es baja relativamente, pues presenta un valor residual negativo en la prueba de  $X^2$ . Esto último sobresale debido al alto valor de beta promedio (el cuarto en orden decreciente, tabla IV) que se presenta en el transecto de esta zona. A nuestro parecer este resultado puede estar influenciado por la carencia de recolectas en ciertas zonas de la Sierra Madre Oriental, teniendo como antecedente un estudio reciente de la herpetofauna de esta región (Canseco-Márquez *et al.*, 2004) donde sólo se identifica un poco más del 20% de especies con distribución restringida a esta zona. Este número es bajo comparado con el número de especies con distribución restringida que se conocen para la Sierra Madre del Sur y Eje Volcánico Transversal (Flores Vilella, 1993a y b; Flores Vilella & Goyenechea, 2003).

No parece extraño el elevado valor promedio de beta en los transectos 4 y 5 (Sierra Madre del Sur y Eje Volcánico Transversal, respectivamente), pues estas dos cadenas montañosas poseen un gran número de especies tanto de amplia distribución como endémicas (Flores Vilella, 1993a y b; Flores Vilella & Goyenechea, 2003). Sin embargo, contra lo que pudiera esperarse, los valores de beta no son los más elevados de todos los transectos estudiados.

Los valores promedio de beta más bajos corresponden a la península de Baja California, siendo este valor cercano al que presenta el Eje Volcánico Transversal (tabla IV). En estas dos regiones la fauna es bien conocida (Grismer, 2002, para Baja California y Flores Vilella, 1993a y b), por lo que no se puede pensar que estos valores se deban a falta de recolectas.

Es de notarse que a pesar que en Yucatán es una zona poco heterogénea topográficamente, presenta una alta diversidad beta promedio. Aunque la herpetofauna de esta zona está bien conocida (Lee, 1996), existen

varias zonas poco muestreadas tales como la región de Los Petenes y la reserva de la Biosfera de Calackmul en Campeche. El transecto 6 pasa bordeando ambas zonas, lo cuál podría explicar estos valores de beta, ya que, además ocho de los 10 cuadros tienen menos de 50 registros en la base de datos utilizada.

En todas las comparaciones, los valores de beta están por arriba de 0.5 (Apéndice 2), lo cual es muy significativo pues indica un alto recambio de especies norte a sur, así como oeste este. Usando medidas de diversidad que varían de 0.0 a 1.0 al igual que la medida utilizada en este trabajo, los valores de diversidad beta registrados para otros grupos biológicos a escalas regionales suelen ser bajos en regiones templadas: de 0.15 a 0.33 para aves en el sureste de Escocia (Koleff & Gaston, 2002), y de 0.005 a 0.12 para 15 taxones (incluyendo plantas, vertebrados e invertebrados) de la biota británica (Harrison *et al.*, 1992).

#### 4. Conclusiones

Los resultados presentados en este trabajo reflejan un escenario interesante, pues se puede concluir que para la herpetofauna, México no es sólo un país muy diverso, quizá el más diverso (Flores-Vilella 1993b; Smith & Smith, 1986), sino que también es altamente beta diverso. No obstante hay que ubicar dónde se encuentran geográficamente las mayores betas (y diversidades alfas), ya que la gamma estaría en este caso referida al país. Mientras que la riqueza de especies y el endemismo, parecen estar asociados a las tierras altas del centro de México (Eje Volcánico Transversal y Sierra Madre del Sur), así como a la región de la costa del Pacífico y Cuenca del Balsas (Flores Vilella, 1993a y b; Flores Vilella & Goyenechea, 2003), el recambio de especies parece estar más asociado a la Sierra Madre Occidental y Península de Yucatán. No deja de inquietarnos la posibilidad de que esta conclusión pueda ser el producto de una recolecta inadecuada en esas dos regiones, pues los registros pudieran estar presentes en cuadros muy dispersos. Otra explicación puede estar asociada a la naturaleza de la base de datos empleada en este trabajo. Aunque no es la base más completa, es la única que de momento tiene la mayor cantidad de registros georreferidos disponibles. Las zonas de mayor diversidad beta encontradas en este trabajo para la herpetofauna no corresponden con las zonas de mayor diversidad beta encontradas para los mamíferos de México (Rodríguez *et al.*, 2003). Es evidente la necesidad de plantear comparaciones directas con la misma metodología de análisis para distintos grupos biológicos que permitan sugerir soluciones de conservación efectivas a escala regional.

## Bibliografía

- Blackburn, T. M. & K. J. Gaston. 1996. The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos*, **77**: 146-152.
- Canseco-Márquez, L., F. Mendoza-Quijano & M. G. Gutiérrez-Mayén. 2004. Análisis de la distribución de la herpetofauna. En: I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa. (eds.) Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. *CONABIO-UNAM*, México: 417-437.
- Clarke, A. & S. Lidgard. 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 799-814.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B*, **345**: 101-118.
- Craw, R. 1988. Panbiogeography: Method and Synthesis in biogeography. En: A. A. Myers & P. S. Giller (eds.) Analytical Biogeography: an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions. *Chapman & Hall*. Londres. Cap. 13: 405-435.
- ESRI. 1999. Arc View 3.2 GIS. *Environmental Systems Research Institute. Inc.* New York.
- Ezcurra, E., A. Valiente-Banuet, O. Flores-Villela & E. Vázquez-Domínguez. 2001. Vulnerability to global environmental change in natural ecosystems and rural areas: A question of latitude?. En: J. X. Kasperson & R. E. Kasperson (eds.) Global environmental risk. *United Nations University Press and EARTHSCAN*, Tokio, Japan. Cap 6: 217-246.
- Flores Villela, O. 1991. Análisis de la distribución de la Herpetofauna de México. Tesis Doctoral (No publicada), Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Flores Villela, O. 1993a. Herpetofauna Mexicana. *Special Publications Carnegie Museum of Natural History*, **17**: 1-73.
- Flores Villela, O. 1993b. Herpetofauna of México: Distribution and Endemism. En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distributions. *Oxford University Press*. New York. Cap. 7: 253-280.
- Flores-Villela, O. & L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, **20**(2): 115-144.
- Flores-Villela, O. & P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo*. CONABIO/UNAM. México.
- Flores-Villela, O. & I. Goyenechea. 2003. Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. En: J. J. Morrone y J. Llorente Bousquets (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. CONABIO/UNAM, México: 289-296.
- Flores-Villela, O. & J. A. Hernández. 1992. Las colecciones herpetológicas mexicanas. *Publicaciones Especiales Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM*, **4**: 1-24.
- Flores-Villela, O. & A. Muñoz-Alonso. 1993. Anfibios y Reptiles. En: I. Luna-Vega & J. Llorente Bousquets (Eds.) *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. CONABIO/UNAM, México. Cap. 13: 411-442.
- Grismer, L. L. 2002. Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. *University of California Press*, Berkeley.
- Halffter, G. (comp.). 1992. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica. I*. CYTED-D Acta Zoológica Mexicana, Xalapa, Veracruz, México.
- Halffter, G. (comp.). 1998. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica. II*. Volumen Especial Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México.
- Harrison, S., S. J. Ross & J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 151-158.
- INEGI. 2000. *Cartas digitales*. México.
- Koleff, P. & K. J. Gaston. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology & Biogeography*, **11**: 363-375.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003a. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 367-382.
- Koleff, P., J. J. Lennon & K. J. Gaston. 2003b. Are there latitudinal gradients in species turnover?. *Global Ecology & Biogeography*, **12**: 483-498.
- Lee, J. C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. *Cornell University Press*, Ithaca, New York.
- Lennon, J. L., P. Koleff, J. J. D. Greenwood & K. J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 966-979.
- Leviton, A. E., R. H. Gibbs Jr., E. Heal & C. E. Dawson. 1985. Standards in herpetology and ichthyology: Part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia*, **1985** (3): 802-832.
- Martin, P. S. 1958. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gómez Farías region, Tamaulipas, México. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan*, **101**: 1-102.
- Martínez Castellano, R. & A. Muñoz Alonso. 1998. La herpetofauna de la Reserva del Ocote, Chiapas, México. Una comparación y análisis de su distribución por tipos de vegetación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, **8**(1): 1-14.
- McCranie, J. R. & L. D. Wilson. 1987. The biogeography of the herpetofauna of the pine-oak woodlands of the Sierra Madre Occidental of Mexico. *Contributions in Biology and Geology, Milwaukee Public Museum*, **72**: 1-30.
- Ochoa Ochoa, L & O. Flores Villela. (en preparación). *Áreas de diversidad y endemismo para la herpetofauna mexicana*. CONABIO-UNAM, México.
- Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds). 1993. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distributions*. Oxford University Press. New York.
- Ramírez Bautista, A. & A. Nieto Montes de Oca. 1997. Eco-geografía de anfibios y reptiles. En: E. Gonzalez Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia Natural de los Tuxtlas*, UNAM/CONABIO, México: 523-532.
- Rodríguez, P., J. Soberón & H. T. Arita. 2003. El componente Beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, **89**: 241-259.
- Simpson, G. G. 1943. Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, **241**: 1-13.
- Smith, H. M. & R. B. Smith. 1976. *Synopsis of the Herpetofauna of Mexico. Volume IV. Source Analysis and Index for Mexican Amphibians*. John Johnson, North Bennington, Vermont.

- Uribe-Peña, Z., A. Ramírez-Bautista & G. Casas Andreu. 1999. Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México. *Instituto de Biología UNAM, México Cuadernos*, **32**: 1-119.
- Vogt, R. C., J. L. Villareal-Benítez & G. Pérez-Higareda. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt. *Historia Natural de los Tuxtlas*, UNAM/CONABIO, México:507-522.
- Webb, R. G. 1984. Herpetogeography in the Mazatlán-Durango region of the Sierra Madre Occidental, Mexico. En R. A. Seigel, L. E. Hunt, J. L. Knight, L. Malaret & N. L. Zuschlag (eds.) *Vertebrate ecology and systematics – a tribute to Henry S. Fitch*. Museum of Natural History University of Kansas, Lawrence, Kansas: 217-241.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.

**Apéndice 1. Valores crudos del número de especies/número de registros de la base de datos para cada una de las unidades de muestreo en cada transecto estudiado.**

Riqueza/registros	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1. Península de Baja California	20/30	8/8	24/57	34/85	13/22	16/45	10/26	19/62	10/13	13/23
2. Sierra Madre Occidental	14/38	22/38	21/56	13/21	16/23	18/24	3/3	4/5	13/14	8/9
3. Sierra Madre Oriental	5/5	9/16	19/23	15/18	19/28	2/2	44/110	53/164	50/197	21/27
4. Eje Volcánico Transversal	27/53	29/87	41/188	35/113	25/71	24/49	37/140	41/127	60/256	54/355
5. Sierra Madre del Sur	16/18	28/44	99/575	126/499	42/78	12/16	54/119	80/87	101/461	67/200
6. Península de Yucatán	54/63	23/28	11/12	32/40	22/25	8/10	12/13	22/25	79/95	26/28

Riqueza/registros	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1. Península de Baja California	28/68	16/42	25/75	25/89	9/13	29/105	36/248	40/303	35/183	
2. Sierra Madre Occidental	10/13	3/6	11/11	36/105	31/68	9/11	6/8	4/5	15/19	24/59
3. Sierra Madre Oriental	47/102	96/800	73/361	40/109	54/136	48/131	33/57	77/414		
4. Eje Volcánico Transversal	125/1121	60/792	53/188	35/72	94/431	152/1080	46/187	71/577	152/1789	83/190
5. Sierra Madre del Sur	39/52	84/312	72/326	47/135	105/280	134/1005	75/593	50/70		

**Apéndice 2. Valores crudos de  $\beta_{sim}$  para cada comparación entre pares de unidades de muestreo en cada transecto estudiado.**

Beta sim	1,2	2,3	3,4	4,5	5,6	6,7	7,8	8,9	9,10
1. Península de Baja California	0.57	0.61	0.61	0.56	0.59	0.58	0.62	0.58	0.71
2. Sierra Madre Occidental	0.60	0.65	0.65	0.65	0.64	0.60	0.75	0.66	0.88
3. Sierra Madre Oriental	0.83	0.64	0.62	0.60	0.66	0.50	0.56	0.58	0.53
4. Eje Volcánico Transversal	0.67	0.59	0.59	0.59	0.64	0.63	0.63	0.58	0.60
5. Sierra Madre del Sur	0.80	0.58	0.56	0.53	0.66	0.66	0.71	0.74	0.59
6. Península de Yucatán	0.57	0.84	0.61	0.59	0.61	0.72	0.66	0.52	0.50

Beta sim	10,11	11,12	12,13	13,14	14,15	15,16	16,17	17,18	18,19	19,20
1. Península de Baja California	0.54	0.55	0.59	0.60	0.52	0.60	0.55	0.55	0.52	
2. Sierra Madre Occidental	0.88	0.50	1.00	0.64	0.60	0.60	0.66	0.8	0.57	0.75
3. Sierra Madre Oriental	0.56	0.55	0.52	0.54	0.60	0.64	0.67	0.57		
4. Eje Volcánico Transversal	0.56	0.56	0.59	0.57	0.71	0.53	0.50	0.60	0.56	0.51
5. Sierra Madre del Sur	0.72	0.61	0.60	0.58	0.56	0.53	0.60	0.62		

Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

